

## INFLUENCE DU DÉBOISEMENT ET DU REBOISEMENT SUR LES BIOCÉNOSES DE COLLEMBOLÉS DANS QUELQUES SOLS PYRÉNÉENS

par L. BONNET, P. CASSAGNAU et L. DEHARVENG

Laboratoire de Zoologie, E.R.A. 490 « Ecobiologie des Arthropodes édaphiques »  
Université Paul Sabatier, 31077 Toulouse Cedex

### RÉSUMÉ

L'utilisation de méthodes statistiques (*Analyse des Correspondances, Nuées Dynamiques, Analyse hiérarchique*) a permis de montrer l'influence des actions de déboisement et de reboisement sur la rupture de l'équilibre biocénétique des populations de Collembolés du sol dans quatre stations des Pyrénées : appauvrissement en espèces fragiles sténotopes à l'avantage d'espèces plus résistantes ou ubiquistes. La perturbation de la stratification naturelle du biotope édaphique favorise, dans les saignées comme dans les reboisements, la multiplication des formes euédaphiques au détriment des hémiedaphiques mésophiles. Le peuplement ainsi formé apparaît comme intermédiaire entre le peuplement climacique d'origine et celui des formations naturelles qui tendent à s'installer (paysage découvert en forêt et vice-versa).

L'inféodation très stricte des Collembolés aux conditions écoclimatiques des biotopes édaphiques en fait d'excellents indicateurs des fluctuations temporo-spatiales des facteurs du milieu. Dans un travail d'ensemble amorcé il y a déjà 25 ans et publié en 1961, l'un de nous (P. C.) avait montré la complexité biocénétique des peuplements de Collembolés dans les Pyrénées Centrales (Massif du Néouvielle) et la disposition en mosaïque des synusies délimitées à partir d'une simple comparaison de relevés planifiés sous la forme de « prélèvements-

### SUMMARY

The use of statistical methods (*Factor Analysis of Correspondances, Dynamic Cluster Method*) shows the influence of deforestation and reafforestation on the rupture of the biocenotical balance inside Collembolan populations of four Pyrenean stations : decrease of stenotopic species and increase of ubiquitous and strong species. The perturbation of the natural stratification of edaphic biotops increases the growth of euedaphic species population to the prejudice of mesophilous hemiedaphic species in deforested zones. The new population is intermediate between the original climax-population and that of the natural formation corresponding to the new tendency (open biotop from forest and inversely).

unités », et de l'affinité cénétique des espèces entre-elles. Cette structure biocénétique était elle-même facilement explicable par l'analyse précise des facteurs climatiques eux aussi répartis en mosaïques.

Ce travail utilisait les méthodes statistiques rudimentaires qui avaient cours en biocénétique édaphique aux alentours des années 50 et qui suffisaient largement à faire ressortir les traits les plus saillants, tant était nette la réponse des organismes aux contraintes du milieu.

L'apparition d'un arsenal de techniques beaucoup plus élaborées permet de franchir de nouvelles étapes dans les quinze dernières années, en particulier l'*Analyse factorielle des Correspondances de Benzécri* (CORDIER, 1965).

La première utilisation de cette méthode en Ecologie a été son application par l'un de nous (L. B.) aux peuplements thécamoebiens du sol du Gabon (1966).

Un peu plus tard, un élève de BENZÉCRI, frappé par la structure cohérente des synusies de Collemboles du Massif du Néouvielle, soumet notre matériel primaire à l'*Analyse des Correspondances*, sans référence aucune au contexte écologique dont bien entendu il ignorait presque tout. Nous renvoyons le lecteur pour le détail de cette démarche au travail paru en 1973 (cf. SALEM in BENZÉCRI, 1973). Nous nous contenterons d'en citer les conclusions principales :

« En collationnant les 18 tableaux  $T_s$  nous avons constitué un tableau général  $k_{ER} = \{k(e, r) \mid e \in E, r \in R\}$  où  $E$  est l'ensemble des 108 espèces présentes dans un relevé au moins, et  $R$  l'ensemble des 318 relevés (répartis par  $C$  en 18 synusies). Pour remplir les cases de ce tableau nous nous sommes fiés à l'intuition de l'auteur et nous avons pris pour valeur de  $k(e, r)$  son indice numérique d'abondance. A ce codage près (et on verra au paragraphe 3 que l'analyse des correspondances permet de valider le choix des bornes des classes d'abondances et eût pu suffire à guider ce choix) le tableau de base de notre analyse,  $k_{ER}$ , n'est fait que des données brutes; il ne bénéficie pas de leur élaboration par le naturaliste, et notamment de la répartition des relevés en synusies.

Nous avons donc soumis les données à un programme d'analyse des correspondances (temps de calcul : 4 min sur Univac 1106). Dans le commentaire qui suit, nous ne ferons que citer quelques faits relatifs aux représentations obtenues pour le nuage des 108 espèces, celles-ci étant inconnues du non-spécialiste. En revanche nous avons dessiné les vues dans les plans  $1 \times 2$ ,  $3 \times 4$ ,  $5 \times 6$  et  $7 \times 8$  du nuage des 108 relevés : car, grâce à un code graphique expliqué ci-dessous, le classement des

relevés en 18 synusies et de celles-ci en 4 groupes proposé par P. CASSAGNAU se retrouve avec une netteté que chacun peut apprécier ».

Dans le cadre du programme D.G.R.S.T., *Inculture pyrénéenne* (Comité « Equilibres et lutte biologiques »), il était tentant d'appliquer un tel matériel et une telle méthode à l'étude de la rupture des structures climaciques sous l'impact d'une agression humaine au niveau des peuplements du sol, la méthodologie ainsi testée pouvant bien entendu par la suite s'étendre à d'autres types d'équilibres biocénologiques.

La nature et l'importance des modifications qui touchent les faunules de Collemboles seront étudiées parallèlement sous deux aspects complémentaires : déboisement d'un climax forestier — reboisement à partir d'une prairie.

Dans un premier temps, nous avons fait porter notre effort sur les saignées ouvertes par la station de ski du Piau d'Engaly (commune d'Aragouet) en vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées) et ceci pour plusieurs raisons :

— La vallée d'Aure et le Massif du Néouvielle sont les régions des Pyrénées Centrales où la pédofaune est la mieux connue à la suite des recherches que nous y poursuivons depuis plus de 20 ans.

— La proximité du laboratoire biologique d'Orédon facilite la prospection sur le terrain, et le traitement du matériel.

— L'ouverture de la station de ski a amené une agression limitée mais très nette, par la pratique de saignées dans une forêt humide (hêtraie – sapinière) isolée au sein des prairies des étages montagnards et subalpins.

— La saignée étudiée est franche et récente (1968-1969) ce qui permet d'étudier à chaud la rupture de l'équilibre et d'envisager par la suite l'étude de l'évolution temporelle vers un nouvel équilibre.

Dans un deuxième temps, nous avons transféré notre centre d'intérêt dans le secteur géographique choisi pour l'élaboration du programme des différentes équipes : la Haute vallée de l'Aude. Nous y

avons étudié les conséquences d'un reboisement en lisière de la forêt de la Matte, ainsi que la rupture de l'équilibre dans des saignées pratiquées par l'E.D.F. à Usson et dans la forêt de Carcanet.

Plus récemment, la mise au point de la méthode dite des « Nuées Dynamiques » (DIDAY, 1971) fournit au chercheur un instrument plus affiné susceptible d'apporter un complément d'information dans l'établissement des groupements naturels. L'un de nous a transposé tout récemment pour la première fois, cette méthode en Ecologie édaphique (et vraisemblablement en Ecologie tout court) dans l'étude des peuplements thécamoebiens des sols de Côte d'Ivoire (BONNET, 1976). L'utilisation qui en est faite ci-dessous prolonge ce premier essai et représente la première application aux Arthropodes édaphiques.

## 1. — MÉTHODES ET TECHNIQUES

Nous avons utilisé des unités de prélèvement de 500 cm<sup>3</sup> environ, traitées au Laboratoire sur appareil de Berlèse. Pour chaque prélèvement, l'aspect quantitatif de chaque espèce est traduit par une classe d'abondance selon les limites suivantes :

Nombre d'individus par prélèvements	Classe d'abondance
1 à 5	1
5 à 10	2
10 à 20	3
20 à 50	4
50 à 100	5
100 à 500	6
plus de 500	7

Le matériel primaire d'analyse est constitué par les tableaux à double entrée « espèces-prélèvements » précisant la classe d'abondance de chaque espèce dans chaque prélèvement. Nous ne donnerons pas ici le détail de ces données pour ne pas alourdir l'exposé.

L'étude statistique des tableaux de distribution des espèces consiste essentiellement en une mise en évi-

dence de groupements d'espèces et de biotopes ou de prélèvements par comparaison de profils écologiques ou de profils faunistiques. Les méthodes utilisées sont la classification automatique et l'analyse factorielle des correspondances.

### 1.1. CLASSIFICATION AUTOMATIQUE.

Son but est de générer une partition dans un ensemble non structuré au départ (ici, la liste des espèces). La partition doit être telle que les individus de chaque classe présentent une « ressemblance » la plus grande possible, et que les individus de deux classes différentes offrent une ressemblance la plus faible possible.

Deux méthodes, dont le principe et les buts sont différents, ont été utilisées

1.1.1. *Analyse hiérarchique.* Elle consiste à établir, en un premier temps, une matrice d'affinité (ou de similarité) des sujets à partir de la comparaison de leurs profils deux à deux. On recherche ensuite dans cette matrice les sujets les plus affinis, qui constituent l'association du plus haut niveau. Puis, en faisant décroître le seuil d'affinité, on met en évidence des groupements de niveau de plus en plus bas. Le résultat est figuré par un dendrogramme.

Cette méthode présente l'avantage (appréciable en biosociologie) de fournir des groupements hiérarchisés. De plus, la solution à laquelle elle aboutit est unique.

L'indice d'affinité peut être choisi parmi les très nombreux indices d'association ou de similarité disponibles. Nous avons retenu, pour la présente étude, le complément à la distance du  $\chi^2$ .

1.1.2. *Nuées Dynamiques.* Cette méthode (DIDAY, 1971; exemple dans BONNET, 1976) consiste à déterminer au départ dans l'ensemble à partitionner, des groupes de sujets (étalons) qui constituent le squelette de la future partition, puis à agréger à ces groupes les divers sujets en fonction de leur distance au centre des groupes. La structure ainsi obtenue est remaniée par itération jusqu'à l'obtention d'une

structure stable. L'inertie intra-classes est alors minimale, et l'inertie inter-classes maximale.

Contrairement à ce que l'on observe dans l'analyse hiérarchique, il existe plusieurs solutions et les groupements obtenus ne sont pas hiérarchisables. En pratique, il est utile de procéder à plusieurs tirages d'étalons : si les tirages successifs font apparaître des classes sensiblement voisines (formes fortes) on peut en conclure que les données sont classifiables, et que la partition obtenue correspond à une réalité concrète.

Les « individus-charnières », qui, au cours des différents tirages passent d'une classe à l'autre représentent, dans notre problème, des espèces eurytopes.

Nous avons retenu, pour l'agrégation des espèces, la métrique du  $\chi^2$ . Les étalons des groupes ont été, au départ, tirés au hasard, avec un effectif égal à  $3/4 \cdot N/K$  pour une partition en K classes et pour N espèces.

Les méthodes de classification automatique ne fournissent aucun élément d'information sur les raisons profondes de la partition obtenue. Les méthodes d'analyse factorielle apportent par contre un complément intéressant, permettant de formuler des hypothèses sur la signification de la partition.

## 1.2. ANALYSE DES CORRESPONDANCES.

Considérons le tableau de dépendance relatif à un premier ensemble de P relevés et un second ensemble de Q espèces.

Chaque ligne du tableau est constituée par les fréquences des différentes espèces dans les différents relevés représentés par les colonnes.

L'analyse des correspondances permet de décrire les éventuelles proximités existant entre les espèces, entre les milieux, et entre les espèces et les milieux. Dans l'espace ayant par exemple autant de dimensions qu'il existe de colonnes dans le tableau (P dimensions) deux points figurant deux espèces seront d'autant plus proches que les profils de leurs fré-

quences dans les milieux seront plus voisins. En outre, si une espèce intervient avec une fréquence élevée dans le profil d'un milieu, elle sera très proche de ce milieu.

L'ensemble des points constitue un nuage qui s'étire dans l'espace à P (ou Q) dimensions suivant plusieurs directions ou axes qu'il est intéressant de concrétiser.

L'analyse des correspondances permet de par le choix de sa métrique la représentation simultanée des variables-colonnes (milieu) et des variables-lignes (espèces) dans le système de référence constitué par les axes. L'importance relative de ces derniers peut être déterminée d'après la fraction d'inertie dont ils rendent respectivement compte.

Pour plus de précisions sur cette méthode, nous renvoyons le lecteur à l'exposé qui en a été fait récemment (BONNET, CASSAGNAU, TRAVÉ, 1975).

Nous nous bornerons ici à exposer brièvement les résultats. Le détail de l'analyse des saignées du Piau d'Engaly (analyse des correspondances) a déjà été publié (BONNET, CASSAGNAU, DEHARVENG, 1976), dans la Revue d'Ecologie et de Biologie du sol où paraîtront ultérieurement les données relatives aux autres exemples cités ci-dessous.

## 2. — STATION DE SKI DU PIAU D'ENGALY (Hautes-Pyrénées)

La hêtraie-sapinière étudiée forme une écharpe sur la rive sud de la vallée de Badet au pied du Pic de la Ludette (entre 1450 et 1800 m d'altitude). (Bois de Barguerettes au-dessus du Plan d'Aragnouet).

Contrairement à la vallée adjacente de Couplan qui permet d'atteindre les zones lacustres du Néouvielle, la vallée de Badet ne voit pas la forêt se développer très haut et à 1800 m d'altitude, nous sommes déjà à la limite des forêts humides (hêtraie-sapinière) que ne relaient pas les pinèdes de l'étage subalpin (*Pinus silvestris* et *Pinus uncinata*). Au-delà d'une futaie assez maigre (pour les hêtres en

particulier) limitée à l'ombrée, nous passons à des landes à rhododendrons et aux prairies subalpines qui tapissent toute la haute vallée des Nestes de Badet et de la Gela. La vallée est largement ouverte (photo 1) et plus ensoleillée que la vallée de Couplan, ce que souligne en soulane la présence de champs de céréales probablement les plus élevés des Pyrénées (1 700 m); la zone étudiée correspond donc au groupement mésohygrophile VI C de CHOUARD (1949) bordé par les landes calcifuges V D et V G qui font la transition entre les prairies fauchables qui ne dépassent guère l'amont du Plan d'Aragnouet et les étendues subalpines constituant les champs de ski.

L'accès aux pistes de ski a nécessité l'ouverture de 2 saignées; l'une sert de piste de descente entre « Fontaine Froide » et le Pont de Lhère, et emprunte une ancienne pente de prairie élargie artificiellement où le sol a été totalement détruit; l'autre perpendiculaire à la pente et large d'environ 50 m, a permis l'installation des pylones des télésièges reliant les cotes 1 400 et 1 950. C'est celle qui est étudiée ici. Cette saignée présente un recouvrement assez hétérogène; entre les souches restées en place (photo 2) subsistent des plaques fragmentées de litière et d'humus souvent mêlées de terre et de cailloutis, la disposition stratifiée régulière étant sans doute fortement remaniée par la fusion de la neige au printemps et les ruissellements en été. Il s'y développe une végétation encore clairsemée de graminées diverses, de fougères, millepertuis, digitales, églantiers... insuffisante bien entendu pour soustraire à l'action de l'ensoleillement les couches superficielles du milieu édaphique.

Après une étude préliminaire d'une vingtaine de prélèvements de sondage réalisés en juillet 1972, 100 prélèvements (plus ou moins 500 cm<sup>3</sup>) ont été effectués, les 10, 11, 12 septembre 1972 en un seul lot, et traités en même temps sur appareils de Berlèse afin d'éliminer d'éventuelles fluctuations dues aux cycles saisonniers.

L'analyse de ce matériel nous a conduit à conserver en vue d'une étude statistique des peuplements les 60 relevés les plus significatifs. Ce sont :

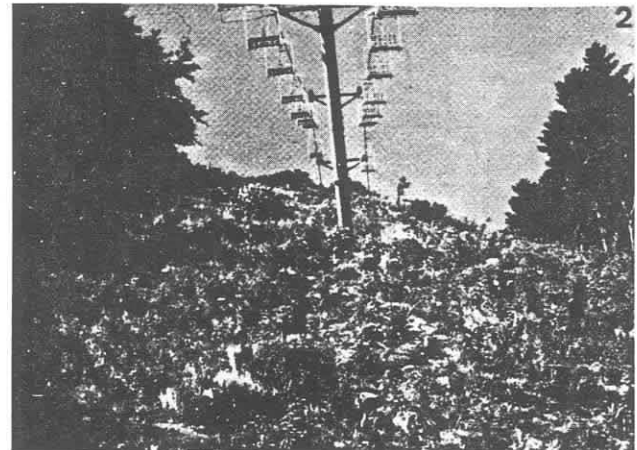


FIG. 1. — Photo 1. — Vue générale de la basse station du Piau d'Engaly. De gauche à droite : la parcelle orientale du bois de Barguerettes, la saignée des télé-sièges, la parcelle occidentale, la piste de descente de Fontaine Froide, la portion inférieure de la forêt, et dans le fond, le massif de Campbielh dans les nuages.

Photo 2. — Détail de la saignée des télé-sièges. À gauche, lisière ombragée de la parcelle orientale; à droite, lisière ensoleillée de la parcelle occidentale (photos prises à midi le 25 août 1973).

— 10 prélèvements d'humus et litière dans la parcelle de forêt à l'est de la saignée (relevés 1 à 10).

— 10 prélèvements d'humus et litière dans la parcelle de forêt à l'ouest de la saignée (relevés 11 à 20).

— 10 prélèvements d'humus et de litière dans la partie est de la saignée (entre la rangée de pylones et la parcelle est) (relevés 51 à 60).

— 10 prélèvements d'humus et de litière dans la



portion ouest de la saignée (entre la rangée de pylones et la parcelle ouest (relevés 41 à 50).

— 10 prélèvements de prairie-lande à « Fontaine-Froide » à l'extrémité orientale de la parcelle est (1 650 m) (relevés 21 à 30).

— 10 prélèvements de prairie-lande au-dessus de la limite supérieure de la forêt (1 850 m) (relevés 31 à 40).

Le peuplement de la saignée apparaît donc comme :

— Un peuplement appauvri par rapport au peuplement forestier; 33 espèces sont représentées dans le peuplement bois oriental; les prélèvements du milieu « saignée » renferment : 33 espèces pour les 10 prélèvements de la saignée Est, 31 pour les 10 prélèvements du bois Ouest, 30 espèces pour les 10 prélèvements de la saignée Ouest.

Si l'on s'en tient aux formes caractéristiques telles que nous les donne l'analyse statistique, nous trouvons 13 espèces caractéristiques de la forêt contre 10 caractéristiques de la saignée.

L'appauvrissement du peuplement est net. Le plus étonnant est qu'il soit aussi peu important. En effet, la prairie s'avère plus pauvre en espèces que la saignée avec 28 espèces pour les 10 prélèvements de la prairie supérieure et seulement 16 pour les 10 prélèvements de la forêt inférieure !

— Un peuplement dominé quantitativement par les ubiquistes; 5 des 6 espèces les plus abondantes dans la saignée sont des espèces ubiquistes, largement répandues dans les autres milieux : *Folsomia 4-oculata*, *Pseudisotoma monochaeta*, *Isotomiella minor* (à tendances forestières), *Isotoma notabilis* (à tendance « prairie »), *Onychiurus armatus*. Il est remarquable que ces espèces soient généralement plus abondantes dans la saignée qu'ailleurs : la colonisation rapide du milieu leur a offert un champ de développement sans doute moins encombré de concurrence vitale.

— Un peuplement encore très riche en espèces forestières et peu pénétré par les formes de prairie; sur les 38 espèces de la saignée, 18 sont indubitablement des espèces forestières (contre 6 seulement typiques de la prairie) : le peuplement forestier est donc loin d'avoir été décimé par le déboisement.

Bien plus, certaines espèces typiquement forestières ont profité de l'établissement de la saignée où elles se trouvent souvent plus abondantes que dans leur milieu d'origine : c'est le cas de *Micranurida meridionalis*, espèce à la limite altitudinale de son peuplement, qui a bénéficié dans la saignée de conditions plus favorables à son développement; c'est aussi le cas d'*Isotomina debilis*, *Megalothorax minimus* et *Tullbergia callipygos* qui ont bénéficié (comme d'ailleurs l'espèce précédente) de conditions favorables à la faune eu-édaphique (que nous examinerons plus loin); c'est enfin le cas de *Neanura muscorum* et *Pseudachorutes parvulus*, pour des raisons plus obscures (ce sont parmi les plus eurytopes des *Neanuridae* : le déboisement a pu les toucher moins que les autres espèces de la famille et leur fournir un champ de développement sans la concurrence de ces autres espèces...).

Enfin, un certain nombre d'espèces forestières (la majorité) ont tout de même régressé lors de l'établissement de la saignée, les nouvelles conditions écologiques du milieu ne leur permettant pas de compenser la suppression du couvert végétal. La régression de ces espèces peut être légère ou moyenne (*Protachorutes pyrenaeus*, *Ceratophysella armata*... etc...); elle est très forte pour quelques espèces (*Bilobella aurantiaca*, *Lepidocyrtus curvicolis*, *Sminthurinus niger*); seulement deux espèces typiquement forestières disparaissent totalement dans la saignée : *Neanura plena* et *Folsomia pyrenaea*.

— Un peuplement à faune eu-édaphique riche et variée; alors qu'en forêt et en prairie, les eu-édaphiques restent pauvrement représentés en espèces et souvent en individus, ils deviennent beaucoup plus nombreux dans la saignée.

Parmi les 10 espèces caractéristiques de la saignée, 6 (dont les 5 les plus abondantes) sont des formes biologiques de type eu-édaphique (au sens de GISIN, 1943 : yeux réduits, dépigmentation). Par comparaison, la forêt n'a que 2 eu-édaphiques pour 13 espèces caractéristiques et la prairie 1 pour 11.

Parmi les 10 espèces les plus abondantes en saignée, 7 sont des eu-édaphiques. Au sein de ces eu-édaphiques, les formes à furca sont les plus

importantes (5 sont à furca complète, 2 sans furca); les 5 autres espèces eu-édaphiques (donc les moins bien représentées en saignée) sont dépourvues de furca. On ne peut être plus net...

#### CONCLUSION : L'ORIGINALITÉ DU PEUPLEMENT.

La saignée se présente donc à la fois comme un milieu intermédiaire entre ceux de la forêt et de la prairie (peuplement forestier appauvri et pénétré d'éléments de la prairie), comme un milieu neuf (que colonisent d'abord les espèces eurytopes) et comme un milieu original par le développement des espèces eu-édaphiques : ainsi s'explique la position à la fois intermédiaire et excentrique des espèces de la saignée par rapport à celles de la prairie et de la forêt dans l'Analyse des Correspondances.

### 3. — REBOISEMENT EN FORÊT DE LA MATTE (Pyrénées-Orientales)

La forêt de la Matte est une magnifique futaie de *Pinus sylvestris* qui se développe sur le plateau du Capcir à 1 550 m d'altitude. Elle est entourée de vastes prairies de fauche; le reboisement étudié se trouve au Nord et contigu à la forêt de la Matte. C'est un reboisement assez récent en pins sylvestres (les arbres atteignent au plus, au moment de l'étude, 5 à 6 m de haut, photos 3 et 4).

Par rapport à la hêtraie sapinière du Piau d'Engaly, nous sommes en présence d'une station beaucoup plus ensoleillée et moins humide; le couvert forestier est plus léger et le sous-bois a l'aspect d'une pelouse à flore subalpine (Myrtilles, grande gentiane, arnica..., traduisant également le caractère acide du sol).

Nous avons effectué 20 prélèvements de sol dans la futaie, 20 dans la prairie et 20 dans le reboisement, le tout dans un rayon de 150 m et sur sol rigoureusement plan : nous pensons ainsi avoir éliminé certaines variations dues aux différences d'altitudes rencontrées au Piau d'Engaly.

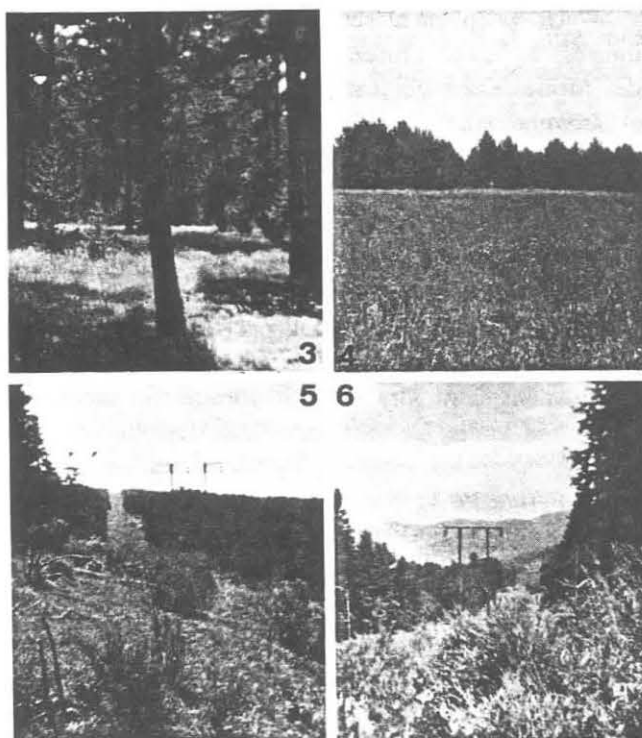


FIG. 2. — Photo 3. — Vue de la futaie en forêt de la Matte.  
Photo 4. — La prairie de la Matte en lisière nord de la forêt.  
Dans le fond, parcelle du reboisement.  
Photos 5 et 6. — Deux aspects de la saignée à pylones dans la forêt de Carcanet.

Les prélèvements ont été effectués en juin 1974 et immédiatement traités à l'appareil de Berlèse comme précédemment. Là aussi, nous avons effectué une analyse sur les données corrigées (3 biotopes et abondances cumulées des 42 espèces principales par biotope) par l'Analyse des Correspondances et la méthode des Nuées Dynamiques.

Le peuplement du reboisement apparaît comme :

— Un peuplement appauvri par rapport à celui de la prairie. L'appauvrissement est cependant peu marqué puisque les 2 milieux possèdent le même nombre d'espèces caractéristiques; mais si on se réfère au nombre total des espèces, la prairie en héberge 27 contre 25 dans le reboisement. Comme au Piau, la forêt est sans conteste le plus riche des 3 milieux avec 16 espèces caractéristiques et 33 espèces au total.

— Un peuplement seulement assez riche en ubiquistes. Si les 2 espèces les plus abondantes sont des formes assez ubiquistes (*Lepidocyrtus curvicolis* et *Isotoma notabilis*), les 5 espèces suivantes sont des formes forestières : nous n'avons pas ici l'importante domination du peuplement par les ubiquistes que nous avons trouvé au Piau (*Onychiurus armatus* est peu représenté, et *Pseudisotoma monochaeta* est absente du reboisement !).

— Un peuplement dominé par les espèces forestières. 5 des 7 espèces les plus abondantes du reboisement sont des formes forestières incontestables à la Matte. Ce sont par ailleurs les plus banales et eurytopes des espèces forestières, et même si *Friesea truncata* et *Pseudosinella alba* sont absentes des prairies de la Matte, leur eurytopie a déjà été maintes fois notée d'une manière plus générale. On doit encore souligner que sur les 13 espèces caractéristiques du reboisement, 9 sont plus représentées en forêt qu'en prairie, et 1 seule est plus abondante en prairie qu'en forêt !

— Un peuplement très peu pénétré par les espèces forestières les plus strictes. Paradoxalement, la majorité des formes forestières ne se retrouve pas dans le reboisement : sur les 16 espèces forestières caractéristiques, 13 sont totalement absentes du reboisement ! La riche faune forestière de *Neanuridae* ne s'est point encore établie dans le reboisement.

Apparemment, seules les espèces forestières les plus eurytopes ont donc pu coloniser le reboisement, où leurs populations ont pu se développer plus librement qu'en forêt (moindre pression sélective) : ces formes sont devenues plus abondantes dans le reboisement que dans leur milieu d'origine, la forêt.

— Un peuplement très régressé de formes de prairies. Les Collembolés de la prairie ont été assez fortement touchés lors du reboisement. Parmi les caractéristiques du reboisement, 1 seule espèce (*Isotomodes productus*) est une forme de prairie. Sur les 12 autres espèces représentées dans le reboisement mais non caractéristiques, 8 sont des formes de prairie (dont les effectifs ont régressé lors du reboisement). 7 espèces de prairie (sur 16) ont totalement disparu dans le reboisement. Nous som-

mes donc en présence d'un contingent fortement appauvri de formes de prairie.

— Un peuplement à riche faune eu-édaphique. Sur les 25 espèces présentes dans le reboisement, 10 sont des eu-édaphiques. Si on considère les 13 espèces caractéristiques, nous rencontrons 7 eu-édaphiques. Nous retrouvons donc, comme dans la saignée du Piau, une faune eu-édaphique variée ; mais elle est ici moins abondante (2 eu-édaphiques seulement chez les 7 caractéristiques les plus abondantes du reboisement).

— Un peuplement à faune hémiedaphique régressée. 4 hémiedaphiques sur les 13 caractéristiques du reboisement, contre 7 sur 13 pour la prairie et 11 sur 16 pour la forêt : comme au Piau, les formes hémiedaphiques ont fortement diminué dans le milieu perturbé par l'homme.

— Comparaison avec la saignée du Piau d'Engaly. Les analogies entre le peuplement du reboisement à la Matte et de la saignée au Piau sont évidemment frappantes.

Pourtant, nous ne trouvons que 26 espèces communes aux 2 stations sur un total de 71 espèces ! 24 espèces ne se trouvent qu'au Piau, 21 sont particulières à la Matte. Conformément aux données climatiques et phytosociologiques, la majorité des espèces spéciales à la Matte sont à tendances plus xérophiles ou plus thermophiles (*Xenylla schillei*, *Isotoma viridis*, *Cryptopygus thermophilus*). La plupart des formes spéciales au Piau sont à tendance plus cryophiles et plus hygrophiles (*Ceratophysella tuberculata*, *Friesea mauriesi*, *F. pyrenaica*, *Protachorutes pyrenaeus*... etc). Enfin, la plupart des espèces communes aux 2 localités sont comme on pouvait s'y attendre des formes eurytopes et expansives.

Ainsi, sur un fond faunistique aussi dissemblable, est-il remarquable d'obtenir une structure biocénétique aussi comparable (les figures obtenues dans l'analyse statistique en témoignent amplement). Nous pensons qu'il n'est pas inutile de rappeler ici les similitudes des 2 peuplements :

- Richesse en formes ubiquistes.
- Richesse de la faune eu-édaphique.



Les différences tiennent évidemment à l'histoire « inverse » des milieux, l'un évoluant de la forêt vers la prairie (au Piau), l'autre de la prairie vers la forêt (à la Matte). Dans les 2 cas, cependant, l'importance des formes forestières dans le milieu perturbé et la pauvreté relative de la faune de prairie tiennent sans doute au caractère artificiel du milieu de prairie à ces altitudes (1 500-1 800 m), milieu qui ne peut se maintenir que sous la pression constante de l'activité humaine.

#### 4. — SAIGNÉES FORESTIÈRES A USSON ET CARCANET (Haute Vallée de l'Aude)

Une première série de prélèvements a été faite à Carcanet, à 1 400 mètres d'altitude. Il s'agit d'une hêtraie-sapinière en versant Est dans laquelle a été établie, il y a une cinquantaine d'années, une large saignée (environ 20 m) pour le passage d'une ligne à haute tension (photos 5 et 6). La saignée, entretenue et occasionnellement pâturée, est couverte de prairies parsemées de buissons variés (jeunes hêtres, genêts, framboisiers, etc...). Nous avons prélevé 27 échantillons de sol en saignée et 25 en forêt, ces derniers à 10-20 mètres de la lisière afin d'éliminer « l'effet lisière » noté au Piau d'Engaly.

Une seconde série de prélèvements a été faite dans la même vallée à Usson (de 800 à 850 m d'altitude). La forêt y est formée de feuillus mêlés (chênes pubescents, hêtres, bouleaux...); dans la strate herbacée, *Hepatica triloba* indique un microclimat assez frais et humide (nous sommes en versant nord-ouest). Une étroite saignée (environ 8-10 m de large) parcourt la forêt suivant la ligne de plus grande pente, permettant le passage d'une grosse conduite d'eau (installée en 1942). La végétation y est constituée de graminées et buissons bas (chênes, hêtres) sans jamais prendre l'aspect d'une prairie (peut-être en raison de la raideur de la pente). 22 prélèvements ont été effectués en saignée, 14 en forêt, 5 dans une petite clairière couverte de prairie (et avec quelques genévriers).

Pour ce qui est de Carcanet, le simple examen des relevés montre l'importance des différences entre forêt et saignée (une étude statistique nous a semblé superflue ici).

Les espèces forestières typiques, qui sont pour la plupart des *Neanuridae* hémiedaphiques, sont toutes moins abondantes en saignée qu'en forêt (sauf *Ceratophysella armata*, ce qui est difficilement explicable !). Les espèces de prairie prennent une grande importance en saignée et surpassent globalement en abondance les forestières (contrairement à ce qui se passe au Piau ou à la Matte, où la modification du milieu est plus récente). Le cas de *Brachystomella parvula*, mieux représentée en forêt qu'en saignée, reste là encore inexplicable.

Le comportement des principales formes ubiquistes est variable : 4 régressent, 4 augmentent en saignée, ce qui reflète peut-être des tendances écologiques préférentielles. Ce contingent est plus important dans la saignée que les forestières et les formes de prairie. Les eu-édaphiques ne suivent pas non plus un comportement similaire puisque 3 d'entre-elles sont plus abondantes en saignée, et 4 plus abondantes en forêt. Il faut noter toutefois la présence de 2 espèces eu-édaphiques de plus en saignée (absentes en forêt), ce qui correspond tout de même à un certain enrichissement faunistique (*Xenyllodes armatus*, *Arrhopalites* sp.).

Ainsi, il semble que la saignée dans la forêt de Carcanet ait acquis un peuplement intermédiaire entre forêt et prairie, mais dépourvu de l'originalité rencontrée à la Matte ou au Piau : l'ancienneté de la saignée a pu peut-être effacer les premières conséquences du déboisement (qu'on peut supposer semblables à celles observées au Piau : augmentation des ubiquistes et des eu-édaphiques), le nouvel équilibre atteint se traduisant simplement par un contingent appauvri de formes forestières et un contingent enrichi en formes de prairies.

A Usson, la structure biocénotique de la saignée paraît assez stable, avec un peuplement de type forestier xérophile.

La position légèrement excentrée du biotope « saignée » dans l'analyse des correspondances par

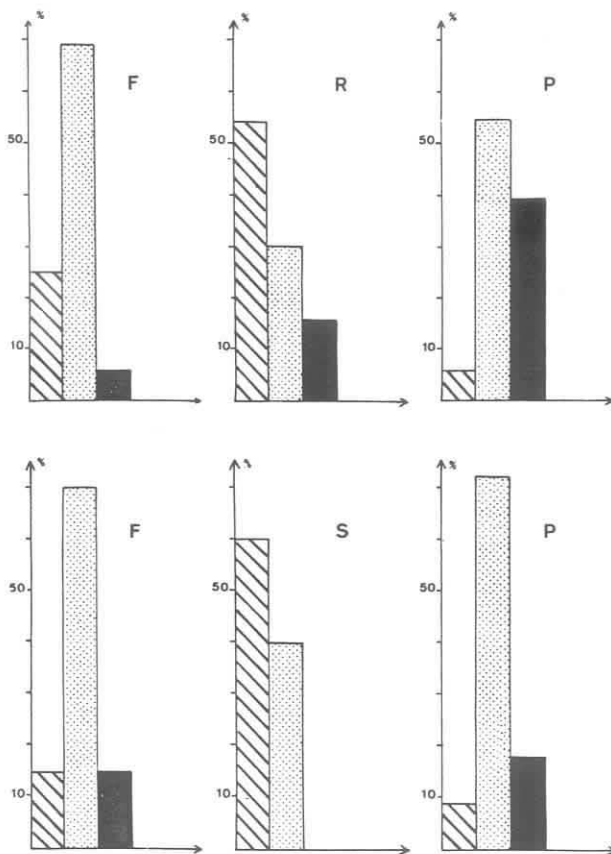


FIG. 3. — Pourcentage des diverses formes biologiques dans les différentes parcelles : En haut, la Matte; En bas, le Piau d'Engaly. (F : Forêt; P : Prairie; S : Saignée; R : Reboisement; Hachures : eu-édaphiques; Pointillé : héli-édaphiques mésophiles; Noir : héli-édaphiques xérophiles et atmobios).

rapport aux espèces forestières-xérophiles s'explique par la présence de quelques espèces de prairie largement représentées.

Les Collembolles ubiquistes constituent comme dans les autres stations, les espèces les plus importantes numériquement : 4 sur 8 présentent une abondance maximum en saignée.

Les formes eu-édaphiques sont, dans l'ensemble, moins abondantes en saignée qu'en forêt, et plus abondantes qu'en prairie : de ce point de vue, la saignée occupe une position intermédiaire.

Il est maintenant possible de caractériser le peuplement de la saignée à Usson :

— dominance de Collembolles ubiquistes,

— régression des espèces forestières surtout les plus hygrophiles,

— biocénose de type forestier-xérophile pénétrée de quelques formes de prairie bien représentées,

— régression des eu-édaphiques.

A Usson, l'originalité du peuplement de la saignée tient surtout au développement d'espèces plus xérophiles, qui n'était point apparu si nettement dans les autres milieux étudiés auparavant, à cause peut-être de leur altitude élevée et de leur climat constamment humide : la modification du milieu s'est essentiellement traduite par un dessèchement du micro-climat, accentuée peut-être par la forte pente et l'existence d'une saison sèche (nous sommes presque en zone méditerranéenne, comme en témoigne la présence un peu plus bas, dans la vallée, de chênes verts...).

## CONCLUSION

Les quatre exemples d'agressions de peuplements naturels climaciques étudiés ci-dessus montrent que le brusque passage d'un paysage couvert à un paysage découvert, et vice-versa, entraîne une rupture très nette des équilibres biocénotiques au niveau de la microfaune arthropodienne dont les Collembolles sont un des éléments dominants.

A partir d'un matériel différent dans chaque cas (dont la composition dépend bien entendu de la situation géographique des parcelles testées, de leur altitude, de leur orientation...) la réponse à l'instauration de nouvelles conditions écoclimatiques va se caractériser par l'appauvrissement en espèces fragiles sténotopes (par exemple les Neanuriens en climax forestier) de la parcelle perturbée à l'avantage d'espèces plus résistantes ou ubiquistes sans que le nouveau peuplement apparaisse comme la réalisation d'un équilibre de type opposé (équilibre prairial à partir d'un climax forestier, équilibre forestier à partir d'un climax prairial).

Sur toutes les figures à la base de ce travail, il est clair que les parcelles dont l'évolution naturelle a

été perturbée viennent s'intercaler entre les formations climaciques, celles-ci dans certains cas pouvant subir le contre-coup de l'agression voisine, comme nous l'avons montré à propos de la parcelle de bois ouest du Piau d'Engaly (BONNET, CASSAGNAU, DEHARVENG, 1976).

La perturbation de la stratification naturelle du biotope édaphique semble, aussi bien en saignée qu'en reboisement, favoriser la multiplication des formes eu-édaphiques au détriment des hémiedaphiques mésophiles et des espèces de l'atmobios. Les analogies entre la saignée du Piau d'Engaly et le reboisement de la Matte sont frappantes comme le souligne la figure 3 où sont portés les pourcentages respectifs des différents types biologiques dans les trois biotopes analysés.

Au point de vue méthodologique, les exemples choisis s'étant avérés particulièrement nets, il semble que l'on puisse faire dans de tels cas, l'économie de l'Analyse des Correspondances « Espèces-Prélèvements » pour traiter directement par une analyse « Espèces-Biotopes », ce qui représente évidemment un gain appréciable tant au niveau du temps de traitement des données qu'à celui du matériel informatique lui-même, dont on peut exiger de moindres performances.

L'utilisation de l'analyse des correspondances demande d'autre part une grande attention dans l'échantillonnage qui doit être toujours fait par un spécialiste averti de l'écologie des groupes zoologiques retenus et soucieux de l'homogénéité des relevés d'un même biotope. La trop grande disparité des prélèvements risquerait de se traduire lors de l'analyse par l'apparition d'une pseudo-variance beaucoup plus liée à la technique de récolte ou de traitement des échantillons par exemple qu'aux composantes réelles du biotope.

Quoiqu'il en soit, et lorsqu'on a le sentiment de travailler sur des parcelles écologiquement homogènes (dont l'homogénéité peut d'ailleurs être facilement testée de façon statistique), il apparaît plus intéressant de multiplier les biotopes en condensant dans chacun d'eux l'information contenue dans cha-

que prélèvement (fréquences ou abondances cumulées par exemple).

Les nuages de points-biotopes ou de points-espèces seront ensuite cernés de façon plus rigoureuse grâce à la méthode des nuées dynamiques qui a l'avantage entre autre de faire ressortir les éléments « charnières », par exemple les espèces eurytopes des peuplements.

Ce type d'analyse apparaît particulièrement adapté aux Invertébrés édaphiques, mais tout porte à croire que n'importe quel problème de biocénotique quantitative peut être abordé avec ces mêmes techniques dès l'instant que le matériel considéré se prête à un échantillonnage d'éléments relativement homonomes au sein d'un même milieu.

## BIBLIOGRAPHIE

- BENZECRI (J.P.), 1970. — Distance distributionnelle et métrique du  $X^2$  en analyse factorielle des Correspondances. *Publ. Lab. J. P. Benzecri*, I.S.U.P.
- BENZECRI (J.P.), et Coll., 1973. — L'analyse des données. Dunod, Paris, 2 vol.
- BONNET (L.), 1966. — Le peuplement thécamoebien des sols du Gabon. *Biol. gabonica*, 2-3, 183-214.
- BONNET (L.), 1969. — Aspects généraux du peuplement thécamoebien édaphique de l'Afrique intertropicale. *Publ. Serv. Cult. Comp. Diam. Angola*, Lisboa, 81, 137-176.
- BONNET (L.), 1976. — Le peuplement thécamoebien édaphique de la Côte d'Ivoire. Sols de la région de Lamto. *Protistologica*, 12 (4), 539-554.
- BONNET (L.), CASSAGNAU (P.) et DEHARVENG (L.), 1976. — Un exemple de rupture de l'équilibre biocénotique par déboisement : les peuplements de Collembolles édaphiques du Piau D'Engaly (Hautes-Pyrénées). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13, 337-351.
- BONNET (L.), CASSAGNAU (P.) et TRAVÉ (J.), 1975. — L'écologie des Arthropodes muscicoles à la lumière de l'Analyse des Correspondances. *Oecologia*, 21, p. 359-373.
- CASSAGNAU (P.), 1961. — Ecologie du Sol dans les Pyrénées centrales : les biocénoses de Collembolles. Hermann, Paris, 235 p.

- CHOUARD (P.), 1949. — Coup d'œil sur les groupements végétaux des Pyrénées centrales. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 46, p. 145-148.
- CORDIER (B.), 1965. — L'analyse factorielle des correspondances. *Thèse Doct. Spéc. (Math.)*, Rennes, 66 p.
- DIDAY (E.), 1971. — Une nouvelle méthode en classification automatique et reconnaissance des formes : la méthode des « Nuées Dynamiques ». *Rev. Stat. Appl.*, 19 (2), p. 19-33.
- LEBART (L.) et FÉNÉLON (J.P.), 1971. — Statistique et Informatique appliquée. Dunod, Paris.